УЛК 576.895.122.1:591.48

© 1993

НЕРВНАЯ СИСТЕМА НИЗШИХ МОНОГЕНЕЙ, ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДОВ TETRAONCHOIDEA И DACTYLOGYROIDEA

Т. А. Тимофеева, Е. А. Котикова

Гистохимическим методом выявления холинэстераз исследована нервная система моногеней *Tetraonchus monenteron* (отряд Tetraonchoidea), *Dactylogyrus* sp. и *Lygophorus* sp. (отряд Dactylogyroidea). Характерной особенностью топографии нервной системы исследованных видов является небольшое число комиссуральных связей между 3 парами продольных стволов и характер иннервации переднего и заднего концов тела. Положение дисковых ганглиев не связано с расположением и числом пар срединных крючьев, а отсутствие кольцевых нервных структур в диске объясняется характером функционирования последнего у представителей данных отрядов.

Для выяснения путей эволюции отдельных групп моногеней важно иметь представление и о характере эволюционных изменений, происходящих в нервной системе. Отрывочные сведения о положении мозга и отходящих от него наиболее крупных нервах были получены еще в прошлом веке. Обзор этих данных приводится в одной из наших ранних работ (Тимофеева, 1983). Интерес к изучению нервной системы плоских червей значительно возрос с появлением новых методов ее исследования, основанных на гистохимическом выявлении веществ, являющихся нейромедиаторами. Наиболее простыми и доступными из них являются методики выявления холинэстераз (ХЭ). Широкое применение этих методик как в нашей стране, так и за рубежом позволило выявить детали строения нервной системы у широкого круга моногеней (Halton, Jennings, 1964; Halton, Morris, 1969; Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Venkatanarasaiah, 1981; Котикова, 1983; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1983, 1986; Rahemo, Gorgees, 1987; Иоффе, Котикова, 1988; Buchmann, Mellergaard, 1988; Buchmann, Prento, 1989, и др.). К сожалению, в большинстве зарубежных работ приводятся лишь фотографии и краткие описания, не позволяющие судить о деталях строения нервной системы изученных видов. В последние годы нервная система моногеней изучалась путем иммуноцитохимического выявления серотонина и нескольких нейропептидов (Reuter, 1987, 1988; Halton e. a., 1987, 1990; Maule е. а., 1989, 1990; Висhmann, Prento, 1989; МеКау е. а., 1991). Несмотря на обнаруженную специализацию нейронов к разным группам биологически активных веществ, общая картина расположения основных элементов проводящей нервной системы полностью совпадает с данными, полученными при выявлении ХЭ. В связи с этим мы полагаем, что для получения достаточно полной и четкой морфологической картины расположения нервных структур именно последняя методика наиболее приемлема.

Среди моногеней чаще исследовались представители Polyopisthocotylea (Mazocraeidea, Diclybothriidae, Polystomatidae), а также Capsalidae и Acanthocotylidae. Все они имеют относительно крупные размеры, что значительно облегчает их изучение. Низшие моногенеи, прикрепительный аппарат которых

состоит только из краевых и срединных крючьев, представлены, как правило, мелкими формами $(0.3-0.5\ \text{до}\ 1-1.5\ \text{мм})$. Соответственно и все нервные тяжи у них очень тонкие, что затрудняет их изучение. Однако эти группы очень важны в сравнительно-морфологическом плане при обсуждении вопросов эволюционного развития моногеней. Несколько неплохих фотографий $Pseudodactylogyrus\ bine$, показывающих чувствительность нервных структур этой моногенеи к XЭ и катехоламинам приведены в работе Бухмана и Пренто (Висhmann, Prento, 1989). Кроме того, иммуноцитохимическими методами показана локализация серотонина и ряда нейропептидов в нервной системе

Gyrodactylus salaris (Reuter, 1987, 1988).

Мы располагаем данными по строению нервной системы *Tetraonchus monenteron*, паразита щуки *Esox lucius* (сем. Tetraonchidae, отряд Tetraonchidea), *Dactylogyrus* sp. с жабр леща *Abramis brama* (сем. Dactylogyridae, отряд Dactylogyridea) и *Lygophorus* sp. с жабр черноморских кефалей *Mugil* spp. (сем. Ancyrocephalidae, отряд Dactylogyridea). Этот материал собирался в разные годы и в разных местах: Ленинградская обл., п. Борок Ярославской обл., Севастопольская биологическая станция в п. Карадаг. Собранные с жабр живые и активные черви фиксировались 4%-ным нейтральным формалином при 4° в течение 1—3 ч, а затем помещались в инкубационную среду, содержащую ацетилтиохолин (Котикова, 1967), на 12—24 ч. После постфиксации 10%-ным формалином черви хранились в смеси глицерина с водой (1:1). Просмотр и зарисовку объектов проводили под бинокуляром и микроскопом при падающем свете в темном поле.

Tetraonchus monenteron (рис. 1)

Мозг располагается перед глоткой и имеет форму дуги, средний участок которой лежит ближе к дорсальной стороне тела, а боковые участки направляются к вентральной поверхности. Непосредственно над мозгом находятся две пары пигментных глаз. Перед мозгом, параллельно ему, но более вентрально располагается фронтальное полукольцо. От мозга вперед отходит две пары нервов, из них медиальная пара более мощная. Медиальные передние нервы пересекают фронтальное полукольцо и разветвляются далее в медиальных железистых лопастях. Латеральные передние нервы также проходят через фронтальное полукольцо и направляются к латеральным железистым лопастям. К железистым лопастям тянутся также несколько более тонких нервов, отходящих непосредственно от фронтального полукольца.

На уровне задней части глотки концевые участки дугообразного мозга дают начало общему корешку задних вентральных и латеральных нервных стволов, из которых вентральный более мощный. Стволы тянутся параллельно друг другу и стенкам тела до границы прикрепительного диска, где соединяются, образуя небольшие преддисковые утолщения. Тонкие дорсальные стволы проходят над мозгом и связаны с ним короткими корешками, отходящими от боковых частей мозга латеральнее задней пары глаз. Кроме того, позади глотки от дорсальных стволов отходит пара дополнительных корешков к месту разветвления вентральных и латеральных стволов. Дорсальные стволы проходят по всему телу червя и заканчиваются в месте соединения вентральных и латеральных стволов перед диском. Следует обратить внимание на изгиб дорсальных стволов на границе задней трети тела. Такая структурная особенность не является случайностью, так как имеет место у всех исследованных нами экземпляров. Сходную картину наблюдали и у Gyrodactylus salaris при выявлении FMRF-амида (Reuter, 1987). На уровне вилочкообразного раздвоения заднебоковых участков мозга, переходящих в проксимальные отделы задних вентральных и латеральных продольных стволов, берут начало и очень

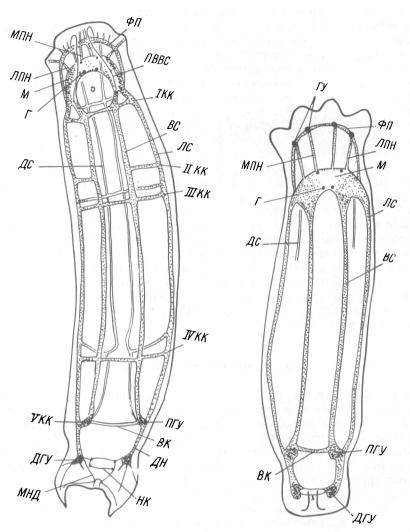


Рис. 1. Tetraonchus monenteron. Вид с вентральной стороны.

Fig. 1. Tetraonchus monenteron. Ventral view.

BK — вентральная комиссура; BC — вентральные стволы; Γ — глаза; $\mathcal{A}\Gamma\mathcal{Y}$ — дисковые ганглиозные утолщения; $\mathcal{A}H$ — дисковые нервы; $\mathcal{A}C$ — дорсальные стволы; KK — кольцевые комиссуры; $\mathcal{A}\Pi\mathcal{H}$ — латеральные передние нервы; $\mathcal{A}C$ — латеральные стволы; \mathcal{M} — мозг; $\mathcal{M}H\mathcal{A}$ — медиальные нервы диска, $\mathcal{M}\Pi\mathcal{H}$ — медиальные передние нервы; $\mathcal{H}K$ — нервное кольцо; $\mathcal{H}BBC$ — передние ветви вентральных стволов; $\mathcal{H}K$ — преддисковые ганглиозные утолщения; $\mathcal{\Phi}\Pi$ — фронтальное полукольцо.

Рис. 2. Dactylogyrus sp. Вид с вентральной стороны. Fig. 2. Dactylogyrus sp. Ventral niew.

ГУ — ганглиозные утолщения.
Остальные обозначения, как на рис. 1.

тонкие передние ветви вентральных стволов, заметные далеко не у всех червей. Эти короткие стволики прослеживаются вплоть до переднего конца, где они скорее всего соединяются с передними участками дорсальных стволов. Передние ветви латеральных стволов, образующие фронтальное полукольцо, берут начало в непосредственной близости от места отхождения задних латеральных и вентральных стволов.

От внутренних боковых участков мозга берет начало пара нервов, идущих к глотке. Видимо, они связаны с нервным кольцом, окружающим заднюю половину глотки. В области глотки часто выявляются четыре холинэстеразопозитивных сгущения.

Продольные стволы связаны друг с другом, как правило, пятью комиссурами. У отдельных крупных экземпляров комиссур может быть и больше. Среди них выделяются 3 кольцевые комиссуры, остальные характеризуются различной степенью развития отдельных участков. Первая постглоточная комиссура кольцевая, ее вентролатеральные участки сильнее дорсальных. Вторая комиссура вентролатеральная и лежит перед яичником в области вагинального отверстия. Третья кольцевая комиссура располагается на уровне яичника. В четвертой комиссуре, находящейся в месте изгиба дорсальных стволов, не развит совсем или проявляется очень слабо дорсо-дорсальный участок, а дорсолатеральные направлены вперед под некоторым углом к главной оси тела. Пятая кольцевая комиссура отличается от остальных тем, что располагается на уровне преддисковых ганглиозных утолщений в месте соединения дистальных участков вентральных и латеральных стволов.

Как уже говорилось, перед диском латеральные стволы соединяются с вентральными, формируя преддисковые ганглиозные утолщения, и продолжаются далее как мощные дисковые нервы. В этой области все стволы связаны единым кольцом, но более мощно выражена его вентральная часть. Толстые дисковые нервы, несколько изгибаясь к дорсальной стороне, проходят в прикрепительный диск. Их толщина и изгиб, возможно, связаны с сильной сократимостью данной стебельковой части тела *Т. monenteron*. В собственно диске эти нервы образуют ганглиозные утолщения, лежащие между основаниями вентродорсальных пар срединных крючьев, располагающихся в боковых участках прикрепительного диска. Между собой эти ганглиозные утолщения связаны поперечной комиссурой. Несколько позади этой комиссуры в центральной части диска выявляется кольцо из тонких нервных волокон, в котором выделяется 4 сгущения с положительной реакцией на ХЭ. В равной степени эти структуры можно оценивать и как варикозы, и как мелкие нейроны. Эта кольцеобразная структура располагается между широкими основаниями срединных крючьев

его центру (Kearn, 1966).

От каждого дискового ганглия отходит по крайней мере 4 пары нервов. Из них пара медиальных нервов направляется к задней медиальной паре краевых крючьев, лежащих на сосочковидных выростах центральной части диска, и заканчивается незначительными ганглиозными утолщениями, связанными тонкой дугообразной комиссурой. Три пары других радиальных нервов, по-видимому, связаны с иннервацией срединных и оставшихся краевых крючьев. Из них одна пара оканчивается вблизи выхода из мягких тканей остриев вентральной пары срединных крючьев.

и, вероятно, окружает протоки прикрепительных желез диска, проходящих по

По всему телу выявляются тонкие волокна субмускулярного нервного плексуса, особенно на переднем конце тела и в области прикрепительного диска. Вокруг полового отверстия выделяется тонкое кольцо нервных волокон.

Dactylogyrus sp. (рис. 2)

Основной план строения нервной системы такой же, как и у Т. monenteron. Однако мозг более широкий и по форме напоминает головные ганглии личинок или начальных стадий развития других моногеней (личинки Pricea multae, Nitzschia sturionis, дипорпа Diplozoon). Хорошо выражены передние медиальные и латеральные нервы и фронтальное полукольцо. В местах соединения этих передних нервов с фронтальным полукольцом имеются небольшие гангли-

озные утолщения. Вентральные и латеральные стволы прослеживаются по всему телу, а дорсальные заметны лишь на небольшом расстоянии позади мозга. Кольцевые комиссуры не выявляются, как и тонкие волокна нервного плексуса. По-видимому, это связано со слабой активностью ХЭ и мелкими

размерами тела.

Перед диском вентральные и латеральные стволы соединяются с образованием преддисковых ганглиозных утолщений по ходу вентральных стволов, связанных поперечной комиссурой. В самом прикрепительном диске продолжением вентральных стволов являются дисковые нервы, образующие свои ганглиозные скопления, лежащие кнаружи от оснований единственной пары срединных крючьев. Эти ганглии неправильной формы, несколько вытянутые в длину, связаны между собой нервным кольцом, расположенным в центре диска.

Lygophorus sp. (рис. 3)

Нервная система такого же типа, как у Tetraonchus и Dactylogyrus. В отличие от дактилогируса мозг имеет обычную дуговидную форму, характерную для большинства взрослых моногеней, и также выявляются тонкие нервные волокна, иннервирующие область прикрепительных лопастей. Дисковые ганглии лежат несколько впереди срединных крючьев и от них прослеживаются нервы, направляющиеся, по-видимому, к основаниям обеих пар срединных крючьев.

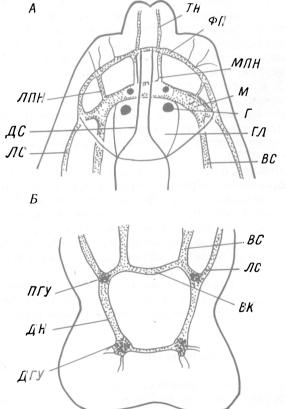


Рис. 3. Lygophorus sp.

A — передний конец с дорсальной стороны; B — задний конец; $\Gamma J =$ глотка; TH — терминальные нервы. Остальные обозначения, как на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Низшие моногенеи, прикрепительный аппарат которых состоит только из краевых и срединных крючьев и связывающих последние соединительных пластинок, относятся к трем отрядам: Tetraonchidea, Dactylogyroidea и Gyrodactyloidea. Это в основном паразиты жабр костистых рыб, хотя среди них есть виды, обитающие на коже, плавниках, носовых ямках и даже в мочеточниках и пищеводе. Как правило, это мелкие формы, размеры которых редко превышают 1.5—2 мм, а обычно варьируют от 0.3 до 1 мм. Это обстоятельство в какой-то мере затрудняет выявление отдельных нервов и волокон. Кроме того, у мелких форм происходит и уменьшение количества этих второстепенных

структур.

Строение нервной системы изученных видов в целом соответствует общему плану строения данной системы у моногеней. Такими общими элементами для моногеней являются: лежащее перед дугообразным мозгом фронтальное полукольцо, 3 пары продольных нервных стволов, объединяющиеся перед диском в своеобразное преддисковое ганглиозное утолщение — «задний мозг» с отходящими от него мощными дисковыми нервами, осуществляющими иннервацию прикрепительных структур заднего конца тела, которые и характеризуют самые разные таксоны моногеней. Однако даже в этих рамках нервная система изученных видов демонстрирует завидное единообразие. Это прежде всего касается иннервации переднего и заднего концов тела и числа постцеребральных комиссур, связывающих продольные стволы. Для представителей Ројуоpisthocotylea характерно наличие большого числа кольцевых комиссур (Rohde, 1975; Тимофеева, 1986). У моногеней, обладающих плоским присосковидным телом и имеющих крупные размеры, количество связей между стволами достаточное, но строгий кольцевой характер их во многом нарушается (Тимофеева, 1983; Иоффе, Котикова, 1988; Йоффе, 1990). У представителей обсуждаемой группы число комиссур незначительно и, по-видимому, не превышает 7-10. Интересно, что у *T. monenteron* наиболее заметными являются 3 кольцевые комиссуры, гомологичные, по нашему мнению, кольцевым комиссурам личинки Nitzschia sturionis. У личинки Pricea multae (Venkatanarasaiah, 1981) и гирадактилоидной жаберной стадии Polystoma integerrimum (собственные данные) комиссур также несколько в отличие от взрослых форм. По-видимому, незначительное количество комиссуральных связей характеризовало мелких промоногеней, и их полимеризация происходила в разных линиях эволюции моногеней прежде всего в связи с увеличением размеров тела.

Иннервация переднего конца тела имеет большое сходство у всех низших моногеней, прикрепление которых к субстрату осуществляется за счет головных желез. Наши данные полностью согласуются с морфологическими картинами, полученными для капсалид, акантокотилид и монокотилид (Cerfontaine, 1898; Тимофеева, 1983; Иоффе, Котикова, 1988). У всех низших моногеней хорошо выражены 2 пары передних нервов, отходящих непосредственно от мозга (медиальные и латеральные), и фронтальное полукольцо. Многочисленные тонкие волокна, отходящие от фронтального полукольца, в свою очередь иннервируют передне-боковые железистые участки тела червей. У Nitzschia sturionis в области передних железистых ботрий располагается густой нервный плексус (Тимофеева, 1983). Сходная картина имеется и у Acanthocotyle verrilli (Иоффе, Котикова, 1988). У Tetraonchus и изученных представителей Dactylogyroidea к железистым прикрепительным лопастям направляются тонкие нервные волокна. Среди нервов, отходящих от фронтального полукольца, можно выделить пару наиболее медиальных нервов, иногда заканчивающихся небольшими ганглиозными утолщениями. Отсутствие этих элементов у Dactylogyrus объясняется, по нашему мнению, мелкими размерами последних и их

слабой активностью.

Наибольший интерес представляет иннервация прикрепительного диска, осуществляемая у всех моногеней дисковыми нервами и их ответвлениями. У крупных форм низших моногеней с присосковидным диском, как-то капсалиды и монокотилиды, дисковые нервы связаны в передней и задней частях комиссурами, формируя таким образом нервное кольцо, от которого в свою очередь отходят радиальные нервы к периферии диска. В центре этого кольца в месте вхождения дисковых нервов в собственно диск имеется еще одна комиссура (Тимофеева, 1983). Точно такое же нервное кольцо имеется во вторичном диске Acanthocotyle verrilli, с той лишь разницей, что число радиальных нервов тут значительно больше и совпадает с числом рядов радиальных склеритов (Иоффе, Котикова, 1988). По краю мощного блюдцеобразного диска взрослых особей N. sturionis в области мышечного валика проходит еще одно периферическое нервное кольцо, связывающее конечные участки радиальных нервов и отдельные волокна плексуса в единое целое. Подобное этому периферическое кольцо выявлено иммуноцитохимическими методами у Gyrodactylus salaris (Reuter, 1987). Прикрепительный диск последнего также действует как присоска, чему способствуют 8 пар краевых крючьев, вонзающихся в ткань хозяина и плотно прижимающих при этом края диска. Согласованное действие краевых крючьев в данном случае очень важно. У Acanthocotyle на вторичном диске нет никаких намеков на существование подобного периферического кольца, и хотя многочисленные радиальные нервы разветвляются на концах, соединений между ними нет (Йоффе, Котикова, 1988), что объясняется характером прикрепления акантокотилид к субстрату (Malmberg, Fernholm, 1991). У высших моногеней кольцевидные нервные структуры на заднем конце тела отсутствуют у взрослых форм, но хорошо выражены у личинок (Venkatanarasaiah, 1981). У изученных к настоящему времени представителей низших моногеней с крючковым прикрепительным аппаратом дисковые нервы также не образуют кольца. Ганглиозные утолщения на дисковых нервах в центральной области диска связаны между собой комиссурой, соответствующей, по нашему мнению, центральной (экваториальной) комиссуре диска Nitzschia sturionis. Положение ганглиозных утолщений дисковых нервов постоянно у всех изученных Tetraonchoidea и Dactylogyroidea и не связано с числом и расположением срединных крючьев. Продолжение дисковых нервов и отхождение от них радиальных ветвей проследить у этих моногеней очень трудно. Если у Tetraonchus еще можно выделить 4 радиальные ветви, самые медиальные из которых можно гомологизировать с радиальными нервами I N. sturionis, то у представителей Dactylogyroidea, кроме пары коротких нервов, отходящих от ганглиев, не удалось выявить никаких других нервных структур.

Отсутствие четко выраженного нервного кольца на диске как высших, так и низших крючковых моногеней связано, по нашему мнению, со вторичным изменением прикрепительного аппарата в этих группах. Личинки моногеней имеют хорошо выраженный округлый диск, по краю которого равномерно располагаются краевые крючья. В дальнейшем у крючковых моногеней очень быстро формируется одна или две пары срединных крючьев, играющих у этих форм важную роль в прикреплении к тканям хозяина. Краевые крючья также часто меняют свое положение, и вся задняя часть тела червей приобретает нередко причудливую форму, совершенно не похожую на личиночный округлый диск. Все эти изменения и отражаются на расположении нервных структур диска. В этой связи интересно исследовать иннервацию прикрепительного диска у форм с присосковидным диском, вторично лишенным срединных крючьев, например, Acolpenteron. Необходимо также расширять круг исследованных видов (стараясь охватить наиболее крупные и оригинальные формы),

так и методы исследования, особенно методы иммуноцитохимии.

- И о ф ф е Б. И. Морфологические закономерности эволюции нервной системы плоских червей: анатомические варианты ортогона и их связь с формой тела // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. T. 221. C. 87—125.
- Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Нервная система Acanthocotyle verrilli (Monogenea, Acanthocotylidae) // Тр. ЗИН АН СССР, 1988. Т. 177. С. 107—116.
 Котикова Е. А. Гистохимический анализизучения морфологии нервной системы у плоских червей // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 79—81.
- Котикова Е. А. Особенности строения нервной системы диплозоид (Monogenea, Diplozoonidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 12—17.
- сарев Г. С. Строение нервной системы Diclybothrium armatum Leuckart (Monogenea, Diclybothriidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 18—21.
- Тимофеева Т. А. Нервная система Nitzschia sturionis (Abildgard) (Monogenea, Capsalidae) //
- Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 5—11.

 Тимофеева Т. А. Нервная система Nitzschia sturionis (Abildgard) (Monogenea, Capsandae) //
 Тр. ЗИН АН СССР. 1983. Т. 121. С. 5—11.

 Тимофеева Т. А. Нервная система Discocotyle sagittata и Axine belones (Monogenea, Mazocraeidea) // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 155. С. 41—49.

 Висhmann К., Mellergaard S. Histochemical demonstration of the inhibitory effect of Nuvan and Neguvon on cholinesterase activity in Pseudodactylogyrus anguillae .(Monogenea)
- genea) // Acta vet. scand. 1988. Vol. 29. P. 51—55.

 Buchmann K., Prento P. Cholinergic and aminergic elements in the nervous system of Pseudodactylogyrus bini (Monogenea) // Diseases of aquatic organisms. 1989. Vol. 6.
- Cerfontaine P. Le genre Merizocotyle // Arch. Biol. 1898. Vol. 15. P. 329—366.
- Halton D. W., Jennings J. B. Demonstration of the nervous system in the monogenetic
- Halton D. W., Jennings J. B. Demonstration of the nervous system in the monogenetic trematode Diplozoon paradoxum Nordmann by the indoxyl acetat method for esterases // Nature. 1964. Vol. 202, N 4931. P. 510—511.

 Halton D. W., Morris G. P. Occurrence of cholinesterase and ciliated sensory structures in fish gill-fluke, Diclidophora merlangi (Trematoda: Monogenea) // Z. Parasitenk. 1969. Vol. 33, N 1. P. 21—30.

 Halton D. W., Maule A. G., Johnston C. F., Fairweather: Diclidophora merlangi //
- xytryptamine (serotonin) in the nervous system of monogenean, Diclidophora merlangi // Parasitol. Res. 1987. Vol. 74, N 2. P. 151—154. Halton D. W., Maule A. G., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. Peptid-
- ergic innervation of the egg-forming apparatus in a trematode parasite // Bulletin de la Soc. franc. de Parasitol. 1990. T. 8, supl. 1. P. 106.

 Kearn G. C. The adhesive mechanism of the monogenean parasite Tetraonchus monenteron from

- the gills of the pike (Esox lucius) // Parasitology. 1966. Vol. 56, N 3. P. 505—510.

 Maule A. G., Halton D. W., Johnston C. F., Fairweather I., Shaw C. Immunocytochemical demonstration of neuropeptids in the fish-gill parasite Diclidophora merlangi (Monogenoidea) // Int. J. Parasitol. 1989. Vol. 19, N 3. P. 307—316.

 Maule A. G., Halton D. W., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. A cytochemical study of the serotoninergic, cholinergic and peptidergic components of the reproductive system in the monogenean parasite, Diclidophora merlangi // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76, Ň 5. P. 409—419.
- Malmberg G., Fernholm B. Locomotion and attachment to the host of Myxinidocotyle and Acanthocotyle (Monogenea, Acanthocotylidae) // Parasitol. Res. 1991. Vol. 177, N 5. P. 415— 420.
- Me Kay D. M., Halton D. W., Maule A. G., Johnston C. F., Shaw C., Fairweather I. Putative neurotransmitters in two monogeneans // Helminthologia. 1991. Vol. 28,
- N 2-3. P. 75-81.

 Rahemo Z. I. F., Gorgees N. S. Studies on the nervous system of Polystoma integerrimum as revealed by acetylthiocholine activity // Parasitol. Res. 1987. Vol. 73, N 3. P. 234-239.
- Reuter M. Immunocytochemical demonstration of serotonin and neuropeptides in the nervous system of Gyrodactylus salaris (Monogenea) // Acta Zoologica (Stockh). 1987. Vol. 68, N 3. P. 187—193.
- Reuter M. Development and organization of nervous systems visualized by immunocytochemistry in three flatworm species // Fortschritte der Zoologia. 1988. Bd 36. S. 181—184. Rohde K. Fine structure of the Monogenea, especialy Polystomoides Ward // Advances in Para-
- sitology. 1975. Vol. 13. P. 1-33.
- Venkatanarasaiah J. Detection of cholinesterase in the nervous system of the oncomiracidium of a monogenean, Pricea multae Chauhan, 1945 // Parasitology. 1981. Vol. 82, N 2. P. 241—244.
- Venkatanarasaiah J., Kulkarni T. Studies on the occurrence of cholinesterase and nervous system of monogenetic trematodes (Polyopisthocotylea) // Proc. Indian. Acad. Parasitol. 1980. Vol. 1, N 1. P. 1-7.

NERVOUS SYSTEM OF THE MONOGENEANS OF THE ORDERS TETRAONCHOIDEA AND DACTYLOGYROIDEA (MONOGENEA)

T. A. Timofeeva, E. A. Koticova

Key words: nervous system of Tetraonchus monenteron, Dactylogyrus sp., Lygophorus sp., cholinesterase method.

SUMMARY

Structure of the nervous system of *Tetraonchus monenteron*, *Dactylogyrus* sp., *Lygophorus* sp. has been studied using the cholinesterase method. The nervous system of these monogeneans is characterized by several commissures connecting three pairs of longitudinal trunks and by the character of innervation of the front and haptor parts of the body. Position of the haptoral ganglions is not correlated with position and numbers of the hamuli. Absence of circular nervous structures in the haptor may be explained by functional peculiarities of the haptor in these monogenean groups.